Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 287—305	Bonn, Juni 1996

Fassungsvermögen und innere Oberfläche des Darms von Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Crocidurinae) unterschiedlicher Körpergröße

Adelheid Langenbeck[1])

Abstract. Morphological parameters (length and width of intestine, shape and size of villi) of the digestive tract were studied in four species of white-toothed shrews, *Crocidura russula*, *C. suaveolens*, *Suncus murinus* and *S. etruscus*, covering a body mass range from 2 to 46 g. Based on these parameters the volume of the intestine and the surface of serosa and mucosa have been determined. A rotation paraboloid was taken as a model to calculate the surface and volume of the villi. Reliable preparation methods for the determination of intestine length and mucosa surface were tested and discussed. Intestine length is two times longer than body length in the species of *Suncus* and about two and a half times longer in the species of *Crocidura*. The relation of intestine length to body mass decreases with increasing body size. The factor for the surface enlargement of the mucosa against the serosa was highest in *Suncus etruscus*. Intestine length, width, thickness of the wall, serosa and mucosa surface, and absolute and netto volume of the intestine are correlated with body mass. Regression analyses of the length, surface and volume measurements show that the intestine volumes are proportional to the basal rate of metabolism.

Key words. Mammals, shrews, *Crocidura*, *Suncus*, intestine, anatomy, body size, metabolism.

Einleitung

Weißzahnspitzmäuse (Mammalia; Soricidae, Crocidurinae) haben ein recht weites Spektrum unterschiedlicher Körpergrößen: die Etruskerspitzmaus, *Suncus etruscus*, ist mit weniger als zwei Gramm Körpermasse die leichteste unter ihnen, während tropische Arten wie *Suncus murinus* (Südasien) oder *Crocidura olivieri odorata* (Westafrika) das zwanzig- bis fünfzigfache Gewicht erreichen können.

Es ist seit langem bekannt, daß Warmblüter unterschiedlicher Körpermasse unterschiedliche energetische Bedürfnisse pro Körpermasseneinheit haben. Dies ist durch zahlreiche Sauerstoffverbrauchsmessungen und Bestimmungen der Wärmeabgabe von Spitzmäusen bis zu Elefanten bestätigt worden. Die Umsatzrate ändert sich nicht proportional zur Körpermasse W, sondern folgt einer metabolischen Körpergröße von $W^{3/4}$ (Kleiber 1967). Das heißt, daß die Umsatzrate pro Körpermasseneinheit bei abnehmendem Körpergewicht steigt.

Innerhalb der Crocidurinen ist diese Beziehung anhand von Messungen des Sauerstoffverbrauchs oder der Wärmeproduktion durch verschiedene Autoren erwiesen worden (Hawkins et al. 1960, Weibel et al. 1971, Balakrishnan et al. 1972, 1974, Dryden et al. 1974, Vogel 1976, Fons & Sicart 1976, Nagel 1977). Andere physiologische Parameter wie Herz- und Atemfrequenz verhalten sich den energetischen Anfor-

[1]) vormals A. Geraets

derungen entsprechend: beide nehmen mit abnehmendem Körpergewicht zu. Auch diese Regel hat sich für das Artenpaar *Suncus etruscus* (Weibel et al. 1971) und *Suncus murinus* (Balakrishnan et al. 1972, 1974) bestätigt.

Entsprechendes gilt für den Nahrungsbedarf: Während die Moschusspitzmaus täglich pro Gramm Körpermasse etwa ein halbes Gramm Insekten verzehrt (Balakrishnan 1977), frißt die Etruskerspitzmaus pro Tag und g Körpermasse nahezu die doppelte Menge (Geraets 1972, Frey & Vogel 1979). Mit abnehmender Körpergröße steigender relativer Nahrungsverbrauch wurde auch von anderen Untersuchern (Hawkins & Jewell 1962, Hunkeler & Hunkeler 1970, Pernetta 1976) bei Weißzahnspitzmäusen festgestellt.

Mit sich ändernder Körpergröße ändern sich also die Anforderungen an die Organe und Gewebe des Stoffwechsels: dies hat Konsequenzen sowohl für deren Leistung als auch für ihren Bau. Nur einige dieser Zusammenhänge sind bei Crocidurinen bisher bearbeitet worden. So wurden Untersuchungen über relative Organgewichte von Herz, Lungen, Nieren und Leber (Bartels 1978), eine Reihe von Blutparametern (Bartels et al. 1978, Balakrishnan et al. 1972, 1974), Kapillargröße und Alveolaroberfläche der Lunge (Weibel et al. 1971), Lipid- und Glucidgehalt verschiedener Gewebe (Fons et al. 1977) angestellt.

Wenig wissen wir über Konstruktion und Leistung des Verdauungstrakts: Die Verdauungszeit bei Etruskerspitzmäusen ist extrem kurz (Geraets 1972); Gartenspitzmäuse (*Crocidura suaveolens*) produzieren eine große Anzahl von Kothäufchen täglich (Pernetta 1976); der Ausnutzungsgrad der Nahrung bei verschiedenen Weißzahnspitzmäusen liegt auf einem einheitlichen, hohen Niveau (Geraets 1972, Pernetta 1976, Balakrishnan et al. 1977); Länge und Dichte der Magendrüsen bei *Crocidura russula* und *Suncus etruscus* unterscheiden sich signifikant (Geraets 1982). In welcher Weise die unterschiedlichen relativen Nahrungsmengen bei verschieden großen Crocidurinen vom Verdauungstrakt aufgenommen und verarbeitet werden, ist bis heute unbekannt.

Ziel der hier vorgelegten Untersuchung ist herauszufinden, ob Unterschiede in Parametern des Darmtrakts, vor allem in Bezug auf Fassungsvermögen und innere Oberfläche, bei Weißzahnspitzmäusen unterschiedlichen Körpergewichts erkennbar sind und in welcher Weise sie mit dem Körpergewicht korrelieren.

Material und Methoden

Untersucht wurden je zwei Artenpaare von Weißzahnspitzmäusen, *Crocidura russula* (7 Exemplare), *C. suaveolens* (4), *Suncus murinus* (5) und *S. etruscus* (2). Die Tiere stammten zum Teil aus Freilandfängen in Bonn (*Crocidura russula*), Nordsardinien (*C. russula*, *Suncus etruscus*) und der Camargue (*C. suaveolens*) bzw. aus Nachzuchten dieser Tiere im Zoologischen Institut der Universität Bonn, zum Teil aus Zuchtkolonien von Prof. Dryden, Slippery Rock State College, U. S. A. (*S. murinus*) und von Prof. Vogel, Lausanne (*S. etruscus*). Die Moschusspitzmäuse waren ausnahmslos Männchen, bei den kleineren Arten war das Geschlechterverhältnis ungefähr ausgeglichen.

Ernährungsgrundlage der Spitzmäuse waren Larven und Puppen von Mehlwürmern (*Tenebrio molitor*) zur beliebigen Aufnahme, zugefüttert wurden nestjunge Labormäuse (*Mus musculus*) (diese wurden von den Etruskerspitzmäusen nicht, von den anderen Arten dagegen gern angenommen), Fliegenmaden und -puppen, Heuschrecken, Grillen und Rinderherz. Die Moschusspitzmäuse erhielten als zusätzliches Grundfutter ein halbtrockenes Hundefertigfutter;

ein ähnliches Futter wird von Dryden für seine Zuchtkolonie verwendet. Wasser stand immer zur Verfügung.

Untersuchungsmethoden: Zunächst an Labormäusen, dann an Hausspitzmäusen wurde die Methode zur standardisierten Ermittlung von Länge und Durchmesser des Darms entwickelt und ausprobiert. An den so gewonnenen Präparaten wurde anschließend die Architektur der Darmmuscosa (Länge, Durchmesser und Dichte der Darmzotten) untersucht.

Präparationsgang: Die Spitzmäuse, die vorher nicht gehungert hatten (alle Därme waren mehr oder weniger gefüllt), wurden durch Genickschlag getötet. Die Bauchhöhle wurde ventral geöffnet, der Verdauungstrakt wurde nach Rundumincision des Afters und Durchtrennung des Pylorusteils des Magens im ganzen herauspräpariert. Nach Entfernung des Mesenteriums wurde der verbliebene Magenteil so über einem dünnen Schlauchende fixiert, daß die Öffnung gerade den Pylorus passierte. Unter leichtem Überdruck wurde physiologische Kochsalzlösung eingefüllt; bei den Vorversuchen hatte sich erwiesen, daß ein Druck von 12 cm Wassersäule gerade ausreichte, um den Darm von Inhalt leerzuspülen. Dieser Druck wurde auch, unabhängig von der Körpergröße des untersuchten Tiers, bei der sofort anschließenden Fixierung des Darms mit Isopropanol 3 : 1 beibehalten. Das untere Ende wurde abgebunden, danach das obere, und der Darm wurde frei in ein Gefäß mit der gleichen Fixierungslösung gehängt. Nach eintägiger Fixierung wurde er in 75%iges Isopropanol überführt und bis zur Untersuchung aufbewahrt.

Nach Überführung in Isopropanol 50 % (15 min) und Wasser (15 min) wurde der Darm entlang des dorsalen Mesenterialansatzes aufgeschnitten, mit der Mucosaseite nach oben flach ausgebreitet, Gesamtlänge und Breiten an sechs gleich weit voneinander entfernten Stellen wurden gemessen. Zur Färbung wurde die Feulgensche Nuclealreaktion verwandt: 1N HCI bei 60 ° C für 5 min, Ausspülen in Wasser, Schiffs Reagens im Dunklen eine Stunde, Ausspülen in Wasser. Der Darm wurde in 6 gleichlange Abschnitte unterteilt. Mit jedem dieser Abschnitte wurde folgendermaßen verfahren: Auf einer Paraffinplatte wurde das Darmstück mit der Mucosaseite nach oben flach ausgebreitet und mit Nadeln fixiert. Mit einer Rasierklinge wurden unter Lupenkontrolle im mittleren Teil des Abschnitts sehr schmale Streifen, quer zur Längsachse, von der Mitte zum Rand verlaufend, abgetrennt. Sie wurden auf einen Objektträger in 45%ige Essigsäure überführt und mit einem Deckglas bedeckt. Waren die Streifen schmal genug geschnitten, so boten sich die Zotten bei 120facher Mikroskopvergrößerung in

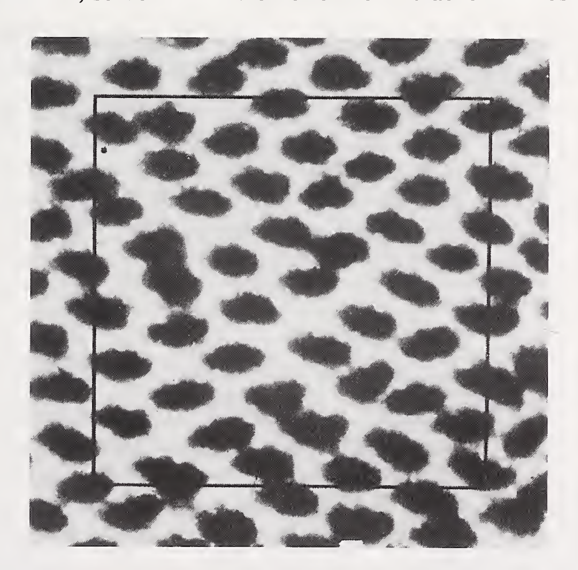


Abb. 1: Durchlichtfoto von der Serosaseite eines Darmstücks von *Suncus murinus*. Eingezeichnetes Meßquadrat von 1 mm Kantenlänge zur Auszählung der Zottendichte. Zwischen den dunklen Zottengrundrissen zeichnen sich helle Krypten ab.

Seitenlage, d. h. Längsansicht, dar. Sie lagen in unterschiedlichem Kontraktionsgrad vor; 10 gut gestreckte Zotten wurden mit Hilfe eines Okularmikrometers mit einer Genauigkeit von 0,012 mm der Länge nach gemessen. Aufgrund der Kernfärbung zeichnete sich die obere Grenze der Krypten scharf ab; diese Grenze wurde als Zottenbasis angesehen. Anschließend wurde das Darmstück, diesmal mit der Serosaseite nach oben, auf einen Objektträger mit 45%iger Essigsäure übertragen und mit einem Deckglas bedeckt; Länge und Breite wurden wiederum gemessen. Bei Auflicht und Durchlicht wurde je ein Mikrofoto aufgenommen; außerdem wurde ein Objektmikrometer mit der Einteilung 0,01 mm bei gleicher Vergrößerung fotografiert. An dem Durchlichtfoto (Abb. 1) wurde die Zottendichte pro mm² ausgezählt und der Längs- und Querdurchmesser von 10 Zottenbasen gemessen.

Berechnung der Gesamtmucosafläche: Die Oberfläche Z einer Einzelzotte wurde als Rotationsparaboloid berechnet:

$$Z = \frac{2\pi \sqrt{\frac{y^2}{2x}}}{3} * \left[\left(\frac{y^2}{2x} + 2x \right)^{\frac{3}{2}} - \left(\frac{y^2}{2x} \right)^{\frac{3}{2}} \right]$$

wobei x die Höhe, y der Radius des Rotationsparaboloids ist. Der Radius wird aus dem Zottenlängsdurchmesser y' und dem Zottenquerdurchmesser y" ermittelt: $y = \frac{y' + y''}{4}$. Die Zottengrundfläche G wird als Kreisfläche berechnet: $G = \pi y^2$. Die Mucosafläche M_1 eines mm² Serosa setzt sich zusammen aus der Serosafläche S_1 (1 mm²) und der Gesamtheit der darauf befindlichen Zottenoberflächen, abzüglich der Summe der von den Zotten bedeckten Grundflächen G: $M_1 = 1 + d\,(Z\text{-}G)$, wobei d die Zottendichte (= Zottenzahl pro mm²) angibt. M_1 gibt den Faktor der Oberflächenvergrößerung, also das Verhältnis von Mucosa zu Serosa (M/S) an. Die Gesamtmucosafläche M des Darms ist das Produkt aus der Gesamtserosafläche S und M_1: $M = S\,[1+d(Z\text{-}G)]$.

Ergebnisse

Morphologische Kriterien zur Abgrenzung und Benennung vergleichbarer Darmteile, z. B. Dünn- und Dickdarm, fehlen; die vier untersuchten Arten haben keinen Blinddarm, ebenso läßt die Gefäßversorgung des Darms keinen Rückschluß auf eine solche Differenzierung zu (Geraets 1980). Ein weiteres allgemeines Charakteristikum der untersuchten Därme ist ihre gänzliche Auskleidung mit Darmzotten; erst kurz vor dem After flachen die Zotten ab und gehen in die Zickzackfalten des Rektums über (Abb. 2). Im Folgenden werden Einzelstrukturen und -daten, die untersucht und verglichen werden, sechs gleichlangen Abschnitten des Gesamtdarms vom Pylorus zum After zugeordnet.

Darmlänge, -durchmesser und -volumen, Serosafläche

In Tabelle 1 sind die Mittelwerte der Darmlängen und das Verhältnis von Darmlänge zur Körperlänge und zum Körpergewicht zusammengestellt. Die gefundenen Unterschiede in der Darmlänge der verschiedenen Arten lassen sich zwischen den drei kleineren Arten statistisch absichern ($p < 0{,}01$, nicht jedoch zwischen *Crocidura russula* und *Suncus murinus* ($p > 0{,}05$). Bezogen auf die Körperlänge beträgt die Darmlänge bei den *Suncus*-Arten ungefähr das Doppelte, bei den *Crocidura*-Arten etwa das Zweieinhalbfache. Das Verhältnis Darmlänge/Körpermasse nimmt bei steigender Körpergröße deutlich ab.

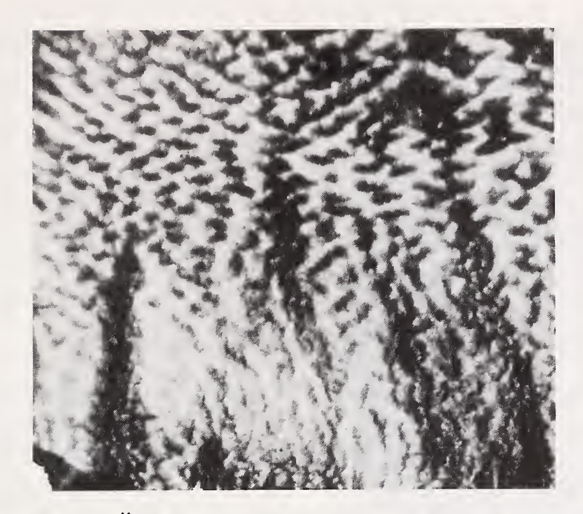


Abb. 2: Zotten-Rektumfalten-Übergangszone bei *Suncus murinus.* Aufnahme bei Durchlicht, Entfernung vom After etwa 9 mm. Dort, wo die im oberen Bildteil ovalen Zottengrundrisse miteinander verschmelzen, flachen die Zotten zu leistenförmigen Strukturen ab.

Der Darmdurchmesser (Tab. 2) wird bei zunehmender Körpermasse größer, nimmt aber weniger stark zu als die Darmlänge. Während bei der Etruskerspitzmaus die Darmlänge das 28fache des Darmdurchmessers beträgt, beträgt sie bei der Moschusspitzmaus das 55fache. Die Serosafläche (Tab. 2) wird aus Länge und Umfang, das Volumen (Tab. 2) aus Länge und Querschnittsfläche berechnet. Da der Darmdurchmesser nicht konstant ist, sondern bei allen untersuchten Arten vom ersten bis zum letzten Darmabschnitt abnimmt, ändern sich Umfang und Querschnitt entsprechend. Tabelle 3 zeigt die Abnahme der Serosafläche pro Darmlängeneinheit von cranial nach caudal bei den vier Arten.

Tabelle 1: Absolute und relative Darmlängen (Mittelwerte; Standardabweichung in Klammern).

Art	N	Darmlänge (mm)	Kopf-Rumpf-länge (mm)	Darmlänge / KR-Länge	Körper-masse (g)	Darmlänge / Körpermasse
Suncus etruscus	2	81 (18)	45	1,8	3,3	24,5
Crocidura suaveolens	4	166 (21)	67	2,5	8,4	19,8
Crocidura russula	7	226 (8)	80	2,8	11,4	19,8
Suncus murinus	5	243 (25)	116	2,1	45,5	5,3

Tabelle 2: Darmdurchmesser, Serosafläche und Darmvolumen (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Darmdurchmesser	Serosafläche	Darmvolumen
Suncus etruscus	2	2,87 (0,36)	735 (255)	539 (243)
Crocidura suaveolens	4	3,17 (0,21)	1 697 (290)	1 327 (335)
Crocidura russula	6	3,56 (0,18)	2 562 (198)	2 228 (263)
Suncus murinus	5	4,45 (0,67)	3 324 (777)	3 832 (1 174)

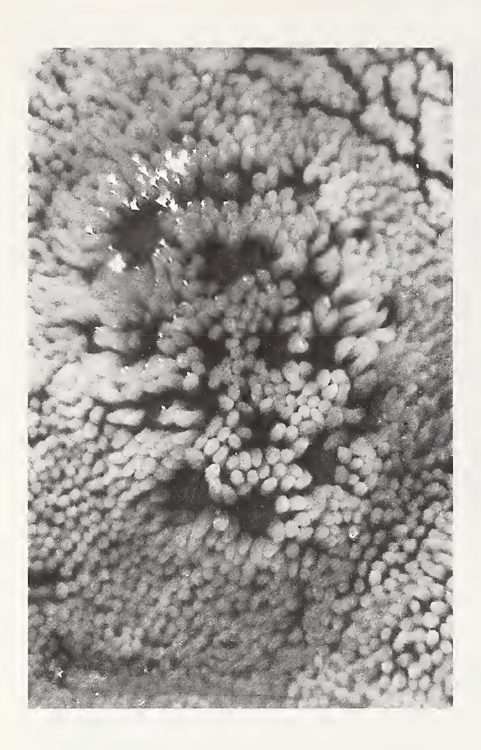


Abb. 3: Darmzotten von *Suncus murinus*. Die zottenfreien Stellen werden von Einzelnoduli einer Peyerschen Platte eingenommen.

Zottenmorphologie, Zottenmaße und -dichte

Abbildung 3 zeigt die Darmzotten einer Moschusspitzmaus; in Abb. 4 sind die vorgefundenen Form- und Größenverhältnisse der Darmzotten in den sechs Darmabschnitten bei den vier untersuchten Arten dargestellt. Der Zottengrundriß ist in allen Fällen oval, weicht aber nicht sehr von der Kreisform ab. Die Zottenkuppen sind ausnahmslos stumpf abgerundet. Die Zottenform ist demnach als fingerförmig („fingerlike", Pfeiffer 1968) zu bezeichnen.

Bei allen Arten nimmt die Zottenlänge von cranial nach caudal ab. Sie ist im ersten Darmabschnitt mehr als doppelt so groß wie im letzten. In der durchschnittlichen Zottenlänge (Tab. 4) übertrifft die Etruskerspitzmaus die anderen Arten deutlich. Der Unterschied zu *Crocidura russula* ist hoch ($p < 0{,}001$), zu *Crocidura suaveolens* und *Suncus murinus* schwach ($p < 0{,}05$) signifikant. Die gefundenen Unterschiede zwischen den drei größeren Arten lassen sich nicht absichern. Der höhere Mittelwert für die Zottenlänge der Etruskerspitzmaus kommt dadurch zustande, daß die Zotten in den ersten Darmabschnitten erheblich länger sind als bei den anderen Arten, während im vorletzten und letzten Abschnitt kaum Unterschiede bestehen (Abb. 4). Die Durchschnittswerte der Zottendurchmesser sind in Tab. 4 wiedergegeben. Mittelt man die Werte für Längs- und Querdurchmesser, so liegen *Suncus etruscus* mit 124 µm, *Suncus murinus* mit 126 µm und *Crocidura russula* mit 127 µm dicht beieinander, *Crocidura suaveolens* weist mit 114 µm die geringste Zottendichte auf. Im Darmverlauf ändern sich die Zottendicken, verglichen mit den Zottenlängen, wenig (Abb. 4); die Maxima für Längs- und Querdurchmesser liegen im ersten oder zweiten Ab-

schnitt, die Minima bei den beiden *Crocidura*-Arten im fünften oder sechsten, bei den *Suncus*-Arten im vierten bis sechsten Abschnitt. Insgesamt werden die Zotten der *Crocidura*-Arten von vorn nach hinten kontinuierlich dünner, bei den *Suncus*-Arten nehmen sie zum Darmende hin an Dicke noch einmal zu.

Die mittlere Zottendichte ändert sich von Art zu Art wenig; sie liegt zwischen 50 und 68 Zotten pro mm^2 Serosafläche (Tab. 4). Von cranial nach caudal nimmt sie kontinuierlich zu, erreicht bei den beiden *Suncus*-Arten im vierten, bei den *Crocidura*-Arten im fünften Abschnitt ihr Maximum und nimmt zum After hin wieder ab (Tab. 5).

Zottenoberfläche und -volumen

Oberfläche und Volumen einer Einzelzotte sind bei *Suncus etruscus*, bedingt durch die größere Zottenlänge, größer als bei den anderen Arten (Tab. 6). Bei diesen erscheint für beide Werte eine leicht steigende Tendenz mit zunehmender Körpergröße, die aber nicht abzusichern ist. Bei allen Arten nimmt die Oberfläche einer Einzelzotte vom ersten bis zum letzten Darmabschnitt kontinuierlich ab. Das Verhältnis von Zottenvolumen zu Zottenoberfläche liegt für alle Arten auf einem recht einheitlichen Niveau (Tab. 6).

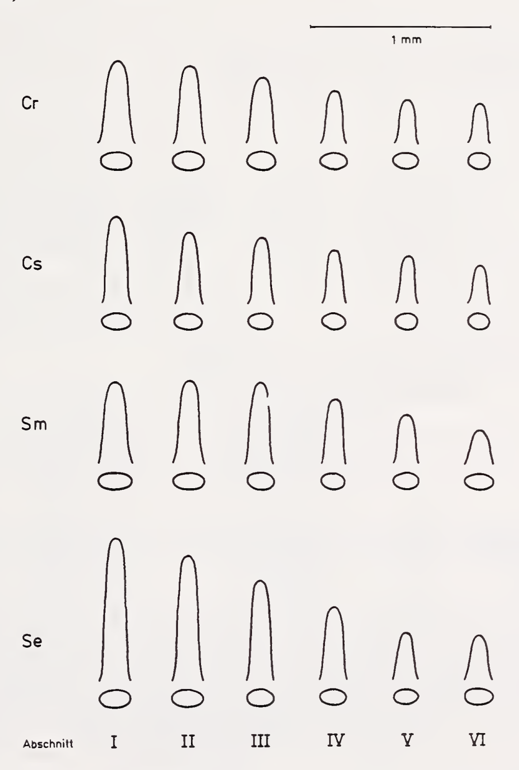


Abb. 4: Form und Größe der Darmzotten bei *Crocidura russula* (Cr), *C. suaveolens* (Cs), *Suncus murinus* (Sm) und *S. etruscus* (Se). Unter der Seitenansicht ist jeweils der Zottengrundriß dargestellt. Die sechs Darmabschnitte von cranial nach caudal sind mit römischen Ziffern bezeichnet.

Tabelle 3: Größe der Darmserosafläche (mm²) der sechs Darmabschnitte von cranial nach caudal (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	136 (48)	136 (48)	136 (48)	123 (46)	109 (43)	94 (21)
Crocidura suaveolens	4	335 (65)	297 (48)	297 (48)	272 (46)	264 (44)	230 (42)
Crocidura russula	6	460 (22)	463 (26)	444 (23)	431 (44)	401 (51)	355 (43)
Suncus murinus	5	599 (130)	651 (133)	651 (168)	631 (146)	580 (151)	390 (56)

Tabelle 4: Zottenlänge, Zottenlängs- und querdurchmesser und Zottendichte (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Zottenlänge (μm)	Zottendurchmesser (μm)		Zottendichte (Anzahl/mm²)
			längs	quer	
Suncus etruscus	2	496 (62)	157 (9)	90 (1)	63,6 (0,6)
Crocidura suaveolens	4	340 (60)	137 (4)	91 (4)	67,6 (9,4)
Crocidura russula	6	336 (24)	155 (7)	98 (9)	49,5 (9,7)
Suncus murinus	5	376 (21)	158 (18)	94 (6)	53,8 (2,8)

Tabelle 5: Zottendichte (Anzahl der Zotten pro mm² Serosafläche) in den sechs Darmabschnitten (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	50,9 (11,3)	60,5 (0,7)	69,0 (5,7)	78,0 (1,4)	67,5 (5,0)	47,5 (3,5)
Crocidura suaveolens	4	53,3 (9,0)	61,3 (9,9)	64,0 (7,2)	74,5 (15,6)	86,0 (17,3)	66,3 (15,2)
Crocidura russula	6	40,2 (6,3)	42,7 (9,0)	44,8 (8,8)	56,5 (23,8)	59,2 (13,6)	53,8 (7,4)
Suncus murinus	5	46,6 (4,6)	51,0 (6,0)	55,8 (3,4)	65,2 (8,1)	61,0 (7,8)	40,0 (6,7)

Tabelle 6: Oberfläche und Volumen einer Einzelzotte, Verhältnis von Zottenoberfläche zu Zottenvolumen (Standardabweichungen in Klammern).

Art	N	Oberfläche einer Einzelzotte (10^{-2} mm²)	Volumen einer Einzelzotte (10^{-4} mm³)	Oberfläche/ Volumen (mm²/mm³)
Suncus etruscus	2	13,2 (0,1)	29,3 (1,8)	45,1
Crocidura suaveolens	4	8,3 (1,5)	17,4 (3,7)	47,7
Crocidura russula	6	9,4 (0,5)	21,4 (1,6)	43,9
Suncus murinus	5	10,2 (0,7)	23,8 (4,6)	42,9

Tabelle 7: Mucosafläche und Verhältnis von Mucosa zu Serosa (Mittelwerte).

	N	Mucosafläche (mm²)	Mucosa / Serosa
Suncus etruscus	2	6 047 (1 465)	8,3 (0,8)
Cocidura suaveolens	4	9 937 (2 452)	6,0 (1,5)
Crocidura russula	6	12 058 (2 231)	4,8 (0,8)
Suncus murinus	5	19 488 (3 592)	5,7 (0,1)

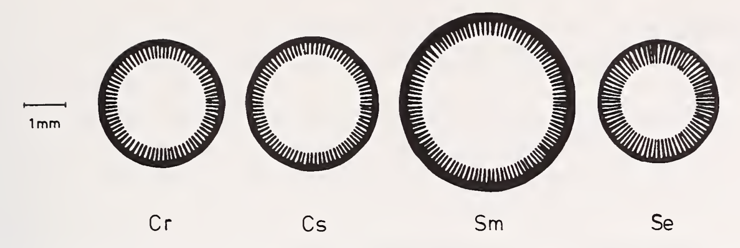


Abb. 5: Darmquerschnitte von *Crocidura suaveolens* (Cs), *C. russula* (Cr), *Suncus murinus* (Sm) und *S. etruscus* (Se), schematisch.

Anteil des Darmwandvolumens am Darmvolumen

Ein erheblicher Teil des durch den Durchmesser gegebenen Darmvolumens wird durch die Darmwand selbst (Mucosa und Serosa) eingenommen. Das übrig bleibende Volumen, also den Raum, der dem Nahrungschymus zur Verfügung steht, bezeichne ich als Nettodarmvolumen.

Die Darmwanddicken (gemessen von der Serosafläche bis zur Zottenbasis) nehmen mit steigendem Körpergewicht zu; im Verhältnis zum Darmdurchmesser bleibt ihr Anteil jedoch relativ konstant. Anders verhält es sich mit dem prozentualen Anteil des Zottengesamtvolumens am Darmvolumen: hier übertrifft die Etruskerspitzmaus die anderen Arten um das etwa Dreifache. Abb. 5 zeigt maßstäblich, wie die Mittelwerte von Darmdurchmesser, Darmwanddicke, Zottenlänge und -dichte sich im Querschnitt darstellen. Bei *Suncus etruscus* ragen die Zotten sehr weit in das Darmvolumen vor; sie nehmen nahezu ein Drittel des Radius ein. Die Abbildung 6 gibt den prozentualen Zottenanteil am Darmvolumen in den einzelnen Darmabschnitten wieder. Aus ihr geht hervor, daß der Unterschied zwischen *Suncus etruscus* und den größeren Arten in den ersten vier Darmabschnitten zustandekommt, während er im vorletzten und letzten Abschnitt kaum mehr besteht.

Faktor der Oberflächenvergrößerung

Tabelle 7 gibt den Absolutwert der Mucosafläche und das Ausmaß der Oberflächenvergrößerung, d. h. das Verhältnis von Mucosa zu Serosa, für die untersuchten Arten wieder.

Die Gesamtmucosafläche der kleineren Arten ist, gemessen an der größten, recht hoch; bei der Etruskerspitzmaus beträgt sie etwa ein Drittel der Fläche der Moschusspitzmaus.

Der Faktor der Oberflächenvergrößerung ist am größten bei *Suncus etruscus*; bei den drei anderen Arten läßt sich ein Trend, der in Beziehung zur Körpergröße stände, nicht feststellen. Allenfalls innerhalb der Gattung *Suncus* und *Crocidura* weist jeweils die kleinere Art den größeren Oberflächenvergrößerungsfaktor auf. Im Verlauf des Darms verringert er sich bei allen Arten zum After hin.

Beziehungen zwischen morphologischen Parametern und Körpergewicht

Den für die Einzeltiere gefundenen Werten lassen sich mit genügender Zuverlässig-

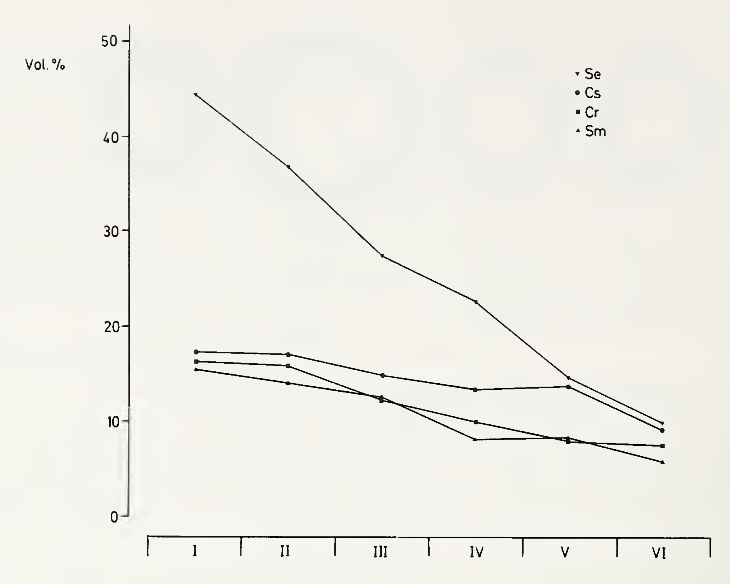


Abb. 6: Raumanteil der Darmzotten am Darmvolumen. Abszisse: Darmabschnitte, Ordinate: Prozentualer Zottenanteil. Se: *Suncus etruscus*, Cs: *Crocidura suaveolens*, Cr: *Crocidura russula*, Sm: *Suncus murinus.*

keit Potenzfunktionen des Körpergewichts W anpassen. Folgende Regressionen wurden berechnet:

Darmlänge L (mm) = 85 $W^{0,31}$ (r^2 = 0,59)
Darmvolumen V (mm^3) = 368 $W^{0,64}$ (r^2 = 0,77)
Darmnettovolumen V_{net} (mm^3) = 227 $W^{0,70}$ (r^2 = 0,73)
Serosafläche S (mm^2) = 626 $W^{0,48}$ (r^2 = 0,73)
Mucosafläche M (mm^2) = 4 260 $W^{0,40}$ (r^2 = 0,78).

Das Bestimmtheitsmaß r^2 läßt eine gute Anpassungsgenauigkeit der gefundenen Regressionen für V, V_{net}, S und M, eine geringere Anpassungsgenauigkeit für L erkennen.

Diskussion

Während es eine Fülle von deskriptiven anatomischen und histologischen Untersuchungen des Darmtrakts von Säugetieren gibt, sind quantitative Arbeiten bis heute selten unternommen worden. Dies liegt zweifellos an den Schwierigkeiten, zu reproduzierbaren Meßergebnissen zu gelangen. Aus diesem Grund sollen zunächst die in dieser Arbeit angewandten Untersuchungsmethoden erörtert werden, bevor die Ergebnisse diskutiert werden.

Zur Problematik von Längenmessungen am Verdauungstrakt

Unfixierte, frisch entnommene Därme sind äußerst dehnbar. Werden sie „ohne Zug" oder „soeben ausgestreckt" gerade gelegt und vermessen, wie dies verschiedene Untersucher getan haben, so ist das Ergebnis notwendigerweise recht variabel. Man-

gold (1951), Harder (1951) und Schultz (1965) beklagen die schlechte Vergleichbarkeit der mit solchen, nicht reproduzierbaren Methoden gewonnenen Ergebnisse von Darmlängenmessungen.

Bisher ist noch keine befriedigende Methode entwickelt worden, die für alle Tiergrößen und Darmkonstruktionen anwendbar wäre. Mangold, der vor allem Nutztiere (Schwein, Pferd, Kaninchen, Wiederkäuer und Geflügel) untersuchte, arbeitete mit Haesler eine Methode aus, „bei der die Darmteile in langen Wannen mit physiologischer Kochsalzlösung suspendiert und durch eine Gewichtsbelastung bis eben zum Ausgleich ihrer Krümmungen ausgestreckt gemessen werden" (Mangold 1951: 8). Harder wandte die Arbeitsweise an, „den Darm unter Belassung der Serosa und ohne jede Zerrung vom Menenterium abzutrennen und durch Hindurchgleitenlassen durch die nasse Hand auf einer nassen Unterlage, ohne willkürliche Zerrung auszulegen und zu messen. Bei großen Tieren muß der Darm dabei im Zickzack gelegt werden." (Harder 1951: 28—29) Auch Harder arbeitete mit relativ großen Säugern, Schafen und Kaninchen.

Bei Kleinsäugern wird ebenfalls meist der von den Mesenterien befreite Darm so weit gestreckt, daß er gerade liegt, nicht darüber hinaus, was „noch in erheblichem Maße möglich gewesen wäre" (Eisentraut, zit. nach Schultz 1965: 247). Ich habe durch wiederholte Messungen von nach dieser Methode ausgelegten Därmen (Hausmaus, Hausspitzmaus) festgestellt, daß dabei die Meßergebnisse selbst des gleichen Untersuchers stark schwanken. Am wenigsten ist dies der Fall, wenn die Präparation unter Wasser durchgeführt wird. Auch das Auslegen auf einer nassen Glasplatte (Myrcha 1964, Gebczynska & Gebczynski 1971) führt zu besseren Ergebnissen als die Verwendung jeden anderen Untergrunds. Müller (1919, zit. nach Harder 1951: 29) vermaß die Länge von frei aufgehängten Därmen. Diese Methode hätte bei Kleinsäugern den Vorteil eines vom Untersucher unabhängigen Dehnungsfaktors, bewirkt aber eine unterschiedlich starke Dehnung verschiedener Darmabschnitte; deshalb halte ich sie für unbrauchbar.

Aus diesen Gründen habe ich die Meßergebnisse an frischen Därmen nicht verwendet, sondern bei allen untersuchten Spitzmäusen eine einheitliche und reproduzierbare Fixierungsmethode, nämlich das Fixieren unter einheitlichem Druck, angewandt. Die gewählte Höhe des Drucks (12 cm Wassersäule) war diejenige, die soeben ausreichte, um beim Durchspülen den Darm von Inhalt zu befreien. Zwar lassen sich auch fixierte Därme noch dehnen, jedoch längst nicht so stark wie frische. Breitet man so behandelte Därme nach dem Aufschneiden längs des dorsalen Mesenteriums flach auf einer nassen Glasplatte aus, so sind die Meßergebnisse recht zuverlässig, wie ich bei wiederholten Messungen feststellte. Der Schrumpfungsfaktor bei der hier angewandten Fixierung mit Isopropanol-Eisessig (3 : 1) beträgt ca. 10 % vom Frischwert. Eisentraut (1950) stellte bei Alkoholkonservierung ein Verhältnis von 125 : 100 zwischen frischen und fixierten Därmen fest. Den Schrumpfungsfaktor genauer zu bestimmen, ist wegen der Unsicherheit der Frischmessung wohl nicht möglich.

Techniken der Oberflächenbestimmungen der Darmmucosa

Bei einer Reihe von Versuchen, die Mucosafläche des Darms zu bestimmen (Cuvier 1805, Krause 1879, Magnan 1912, Vintrump 1922, Krogh 1922, Verzar & Dougall

Tabelle 8: Übersicht der verschiedenen Arbeitsmethoden zur Bestimmung von Zottenoberfläche und -dichte und der Berechnungsweisen des Faktors der Oberflächenvergrößerung bzw. der Gesamtmucosafläche.

Autor	Objekt	Fixierung	Präparat	Messung	Berechnung
Heidenhain 1888	Hund	Osmiumsäure, Alkohol	Handschnitte	Objektmikrometer, Zählung von Zotten pro Längeneinheit, Zottenmaße von Spee übernommen	Zotten als Zylinder
Warren 1939	Hund	Formol 10 % unter Druck von 60 cm Wassersäule	Celloidineinbettung, Längs- und Querschnitte	Projektion, Vergrößerung 80fach, Messung der Serosa- und Mucosalinie mit Meßrand	Näherungsformel: $\frac{EA}{SA} = \frac{MC}{SC} + \frac{ML}{SL} - 1$ (Erläuterung s. Text)
Wood 1944	Katze, Ratte	Pikrinsäure in Dioxan	Paraffineinbettung, Längs- und Querschnitte	Projektion, Messung nach Warren	nach Warren
Fisher & Parsons 1950	Ratte	Bouin + Ringerlösung 1 : 1, 50 ml	Paraffineinbettung, Längs- u. Querschnitte 8µm	Projektion 50fach, Messung nach Warren, zusätzlich Messung zottenfreier Mucosastrecken	modifiziert nach Warren
Hladik 1967	versch. Primaten	Mazeration 2—6 Stunden in Wasser, Einfrieren	Abspülen des Mucosaepithels	Stereomikroskop, Mikrofotos	nicht angegeben
Clarke 1970	Ratte	Alkohol-Eisessig, 0,15 ml pro cm Darmlänge	Stückfärbung nach Feulgen, Mikrofotos, Abpräparieren von Einzelzotten	Zottendichte: Auszählen von Fotos, Zottenmaße: Binokular mit Okularmikrometer	Zotten: als elliptischer Körper mit seitenparalleler Grundfläche
Barry 1976	versch. Kleinsäuger	Formol 10 %, bis zum Anschein natürlicher Füllung	Aufteilung des Dünndarms in fünf gleichlange Abschnitte	Dichte und Zottenmaße: Binokular mit Objekt- und Okularmikrometer	Zotten: als Prisma

1936, Sass 1939), haben die Autoren keine Angaben zur verwendeten Arbeitstechnik gemacht; in einigen Fällen (Heidenhain 1888, Hladik 1967) ist die Arbeitsweise wegen unvollständiger Angaben nicht nachvollziehbar. In der Tabelle 8 sind verschiedene Techniken der Untersuchung und Berechnung der Mucosaarchitektur, die bisher verwandt wurden, zusammengestellt. Warren (1939) entwickelte eine reproduzierbare Methode, die von mehreren Nachfolgern, zum Teil in modifizierter Form (Wood 1944, Fisher & Parsons 1950, Permezel & Webling 1971, Boyne et al. 1966) übernommen wurde. Sie beruht auf dem Prinzip, histologische Längs- und Querschnittspräparate des Darms mit 50—80facher Vergrößerung zu projizieren und die Umrißlinien von Mucosa und Serosa mit einem Meßrad auszumessen. Aus den Längenverhältnissen von Mucosa und Serosa wird dann auf deren Flächenverhältnisse geschlossen:

$$\frac{\text{Geschätzte (Mucosa)fläche}}{\text{Serosafläche}} = \frac{\text{Mucosaumfang}}{\text{Serosaumfang}} + \frac{\text{Mucosalänge}}{\text{Serosalänge}} - 1$$

Warren sah diese Berechnungsweise selbst nur als Näherungsformel an. Von der Berechnung abgesehen, liegt ein Nachteil dieser Arbeitsmethode darin, daß die Darmzotten genau parallel (wobei es gleichgültig ist, ob senkrecht oder schräg zur Serosafläche) stehen müssen; biegen sie sich in der Schnittebene zueinander, so wird die Mucosafläche zu groß, biegen sie sich auseinander, so wird sie zu klein geschätzt.

Eine andere Bestimmungsmethode der Mucosafläche besteht darin, an gefärbten oder ungefärbten Stückpräparaten von Därmen Zottenlänge, -durchmesser und -dichte zu messen. Zur Berechnung der Oberfläche einer Einzelzotte wird das Modell eines geometrischen Körpers verwendet: Zylinder (Heidenhain 1888), elliptischer Körper auf seitenparalleler Grundfläche (Clarke 1970), Prisma (Barry 1976). Keiner dieser Körper entspricht allen bei den hier untersuchten Spitzmäusen gefundenen Zottenformen. Zwar bechreibt der Zylinder die langen Zotten des Duodenums, das Prisma und der elliptische Körper die niedrigen Zotten des Colons einigermaßen genau, im umgekehrten Fall aber ist die Ähnlichkeit gering. Dagegen erscheint mir das Modell des Rotationsparaboloids geeignet, sowohl den extremen als auch den intermediären Formen annähernd gerecht zu werden. In der Arbeit von Barry (1976), unter dessen acht untersuchten Kleinsäugern sich eine Spitzmaus (*Blarina brevicauda*, Soricinae) befindet, sind Einzelparameter wie Länge, Längs- und Querdurchmesser und Dichte pro mm^2 angegeben. So ist es möglich, Vergleiche zwischen den Ergebnissen verschiedener Rechenmethoden anzustellen:

Dünndarmabschnitt	Mucosafläche (mm^2) pro mm^2 Serosafläche bei Berechnung als	
	Prisma	Rotationsparaboloid
I	5,93	5,44
II	6,40	5,57
III	4,36	4,07
IV	3,32	3,04
V	3,00	2,81.

Tabelle 9: Zusammenstellung über Faktoren der Oberflächenvergrößerung des Darms (Musosafläche pro Serosaflächeneinheit) bei Säugetieren.

Untersuchungsobjekt	Faktor	Autor	Darmabschnitt
Chiroptera:			
Eptesicus fuscus	9,5— 3,2	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Insectivora:			
Blarina brevicauda	6,4— 3,9	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Crocidura suaveolens	7,2— 3,7	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Crocidura russula	6,1— 3,3	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Suncus etruscus	13,7— 3,5	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Suncus murinus	7,2— 2,6	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Primates:			
Microcebus murinus	4 — 5	Hladik 1967	Duodenum
	1,2— 1,5		Ileum
Arctocebus calabarensis	4,5— 5	Hladik 1967	Duodenum
	1,2— 1,3		Ileum
Cheirogaleus major	5 — 6	Hladik 1967	Jejunum
Lepilemur mustelinus	6 — 8	Hladik 1967	Duodenum
	2 — 2,5		Ileum
Cercocebus albigena	4 — 5	Hladik 1967	Duodenum
Mensch	ca. 5	Krause 1879	Ileum
Mensch	6,2	Sass 1939	nicht angegeben
Lagomorpha:			
Kaninchen	17,6	Vintrump 1922 (nach Krogh 1959)	Duodenum
Rodentia:			
Microtus pennsylvanicus	3,7— 2,6	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Microtus ochragaster	5,6— 3,2	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Zapus hudsonius	5,2— 2,7	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Mus musculus	4,7— 2,3	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Ratte	6,8	Verżar & Dougall 1936	nicht angegeben
Ratte	4 — 6	Wood 1944	Jejunum, Ileum
Ratte	3,7	Fisher & Parsons 1950	Duodenum, Jejunum, Ileum
Ratte, lact.	11,3— 7,7	Boyne et al. 1966	Duodenum, Jejunum, Ileum
Ratte, virgin.	7,5— 6,2	Boyne et al. 1966	Duodenum, Jejunum, Ileum
Ratte, juv.	2,5	Permezel &	Duodenum
	1,9	Webling 1971	Jejunum u. Midgut
	1,3		Ileum
	1,0		Colon
Peromyscus leucopus	5,5— 2,8	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
P. maniculatus	5,1— 2,5	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Carnivora:			
Katze	12 —15	Wood 1944	Jejunum, Ileum
Hund	23	Heidenhain 1888	nicht angegeben
Hund	7	Krogh 1959	nicht angegeben
Hund	8,5	Warren 1939	Duodenum, mittleres Jejunum, oberes, mittleres und unteres Ileum

Wie vermutet, ist der methodisch bedingte Unterschied zwischen den Ergebnissen in den vorderen Dünndarmabschnitten größer als in den hinteren. Bei den flachen Dickdarmzotten (die Barry nicht untersucht hat) wäre er wahrscheinlich noch geringer.

Dennoch steckt auch in der Berechnung der Zottenoberfläche als Oberfläche eines Rotationsparaboloids ein systematischer Fehler. Die dabei angenommene kreisförmige Grundfläche entspricht nicht der Wirklichkeit: in nahezu allen Fällen sind Längs- und Querdurchmesser der Zottenbasen ungleich. Das heißt, daß der Zottenform am ehesten die Hälfte eines sphärischen Ellipsoids entsprechen würde; bei der Berechnung seiner Oberfläche müßte der Ellipsenumfang allerdings im Näherungsverfahren geschätzt werden. Deshalb wurde die Zottengrundfläche näherungsweise als Kreis angenommen, dessen Durchmesser als Mittelwert aus Längs- und Querdurchmesser berechnet wurde. Der entstehende Fehler dürfte in den Fällen bedeutend sein, in denen die Zottenbasen beträchtlich von der Kreisform abweichen. Solche Zotten wurden nur in der kurzen Zone des Übergangs von Dickdarmzotten in die Rektumfalten gefunden; bei der hier verwendeten Präparationsmethode wurden sie nicht erfaßt.

Zur Berechnung der Mucosafläche pro Serosafläche ist die Kenntnis der Zottendichte notwendig. Deren Werte sind in starkem Maße von der Fixierungsmethode abhängig; hier besteht sicherlich die größte mögliche Fehlerquelle. Die Darmwand reagiert im lebensfrischen Zustand auf den Reiz der Fixierung mit Kontraktion; andererseits kann sie beim Einfüllen des Fixierungsmittels unter Druck überdehnt werden. Beim Fixieren ohne Druck wird also ein hoher Oberflächenvergrößerungsfaktor und eine relativ geringe Gesamtmucosafläche resultieren, bei Anwendung von starkem Druck werden die umgekehrten Fälle eintreten. Vergleichbar sind also nur die Ergebnisse von Autoren, die ähnliche Fixierungsmethoden angewendet haben. Barry füllte Fixierungsmittel „bis zum Anschein natürlicher Füllung" ein, andere Untersucher fixierten unter konstantem Druck (Warren 1939, Wood 1944, Fisher & Parsons 1950, Permezel & Webling 1971, Boyne et al. 1966) oder füllten pro cm Darmlänge eine bestimmte Menge Fixierungsmittel (0,15 ml bei Ratten, Clarke 1970) ein.

Darmparameter, Körpergröße und Energiebedarf

Der tägliche Energiebedarf von Weißzahnspitzmäusen ist wie der anderer Säuger von der Körpermasse W abhängig. Zwar sind Grundumsatzmessungen bei Spitzmäusen weder biologisch sinnvoll noch technisch durchführbar (Geraets 1972, Vogel 1976), jedoch gilt die Abhängigkeit von der Körpermasse ebenfalls für Spontan- oder Aktivumsatzraten. Vogel (1976) errechnete aus eigenen und Meßwerten anderer Autoren Regressionen für Umsatzrate und Körpermasse bei Soricinen und Crocidurinen: der stündliche Kalorienumsatz beträgt bei Rotzahnspitzmäusen 126 $W^{0,52}$, bei Weißzahnspitzmäusen 43,6 $W^{0,67}$. Der Energiebedarf der Weißzahnspitzmäuse ist danach erheblich niedriger als der der Rotzahnspitzmäuse; ob er auf einem höheren oder auf einem mit anderen Säugern vergleichbaren Niveau liegt, bedarf noch der Klärung. Die Meßergebnisse sind zum Teil widersprüchlich, so bei *Suncus etruscus* (Weibel et al. 1971, Geraets 1972, Fons & Sicart 1976, Nagel 1977,

Geraets unpubl.) und bei *Suncus murinus* (Dryden et al. 1974, Balakrishnan et al. 1974, Balakrishnan 1977, Dryden & Anderson 1978).

Vergleicht man die Regressionen für solche Darmparameter, die mit dem Körpergewicht korreliert sind, miteinander, so zeigt sich, daß Volumen und Nettodarmvolumen nicht dem Körpergewicht, sondern der Umsatzrate, das heißt dem Energiebedarf, proportional sind. Von ihrer Raumkonstruktion her sind die Därme sowohl der großen als auch der kleinen Arten imstande, dem Energiebedarf des Gesamtorganismus Genüge zu tun. Dies allerdings unter der Voraussetzung jeweils gleicher Verweildauer der Nahrung im Darmtrakt. Dies ist nun bei den untersuchten Spitzmausarten nicht der Fall: bei der Etruskerspitzmaus ist die Durchgangszeit der Nahrung sogar extrem kurz (Geraets 1980).

Bei Ratten fanden Fischer & Parsons (1950), daß die Absorptionsrate der Dünndarmschleimhaut für Glucose der Mucosafläche proportional ist. Ob dies auch für andere Nahrungsabbauprodukte und bei anderen Säugetieren gilt, ist wegen der Seltenheit von Mucosaflächenbestimmungen nicht bekannt. Jedoch ist ein direkter oder indirekter Zusammenhang zwischen der Größe der Mucosafläche und der Resorptionsrate pro Zeiteinheit zu vermuten. Die Auskleidung des gesamten Darms mit Zotten, wie sie bei den hier untersuchten Spitzmäusen besteht, ist eine Ausnahme bei Säugetieren, die sonst nur bei Chiropteren (Schultz 1968) und Lagomorphen (Harder 1951) vorkommt. Vielleicht ermöglicht dies ihnen, ihre Nahrung trotz kurzer Verdauungszeit gut auszunutzen.

Die Mucosafläche vergrößert sich um so mehr, je dünner und länger die Zotten sind und je dichter sie gestellt sind. Begrenzt wird die Oberflächenvergrößerung aber dadurch, daß die einzelnen Parameter sich nicht beliebig und vor allem nicht unabhängig voneinander ändern können. Dem Zottendurchmesser sind, wie Sass (1939) zeigte, nach unten hin Grenzen gesetzt durch die ihn aufbauenden Elemente. Er berechnete den Mindestdurchmesser einer Hundezotte, bestehend aus zwei Darmepithelschichten, einem Chylusgefäß und zwei Blutkapillaren, mit 0,1 mm, wobei Muskelfasern nicht einmal einbezogen waren. Die Zottenhöhe wiederum kann nicht beliebig wachsen; je länger sie wird, um so mehr an versorgenden Gefäßen und Muskelfasern benötigt die Zotte, was nur mit einer Vergrößerung des Durchmessers zu erreichen ist. Bei proportionaler Vergrößerung aber wird das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen ungünstiger. Die Zottendichte schließlich wird dadurch beschränkt, daß zwischen den ausgestreckten Zotten genügend Raum für den Chymus vorhanden sein muß.

Zottenlänge, -durchmesser und -dichte der vier untersuchten Weißzahnspitzmäuse liegen innerhalb der für andere Säugetiere einschließlich des Menschen festgestellten Grenzen (Mall 1887, Heidenhain 1888, Lineback 1933, Patzelt 1936, Verzar & Dougall 1936, Jakobshagen 1937, Jaquot et al. 1958, Hladik 1967). Das gleiche gilt für den Faktor der Oberflächenvergrößerung, zu dem Vergleichswerte in der Tabelle 9 zusammengestellt sind. In der Tabelle fehlt Mall (1887); er hat nicht, wie Warren (1939) und nach ihm andere Autoren angeben, die Mucosaoberfläche, sondern die Kapillaroberfläche der Dünndarmzotten des Hundes bestimmt. Sieht man von dem Faktor 23, den Heidenhain (1888) für den Hund angegeben hat und der sicher falsch ist, ab, so liegen die Oberflächenvergrößerungsfaktoren der drei größeren Weißzahnspitzmäuse im mittleren Bereich, der Oberflächenvergrößerungsfaktor

13,7 im cranialen Darmabschnitt der Etruskerspitzmaus an der oberen Grenze. Die Sonderstellung der Etruskerspitzmaus, die sich bezüglich der Zottenlänge in den ersten Darmabschnitten und, dadurch bedingt, für den Faktor der Oberflächenvergrößerung gezeigt hat, ist sicher geeignet, trotz der durch die geringe absolute Darmlänge bestimmten, extrem kurzen Verdauungszeit einen hohen Ausnutzungsgrad der Nahrung zu gewährleisten.

Unter den Untersuchungsobjekten von Barry (1976) befinden sich bei den Rodentiern zwei Artenpaare aus denselben Gattungen: *Microtus pennsylvaticus* und *Microtus ochrogaster*, *Peromyscus leucopus* und *Peromyscus maniculatus*. Dabei hat jeweils die kleinere Art (*Microtus ochrogaster*, *Peromyscus leucopus*), verglichen mit der größeren Art der gleichen Gattung, den größeren Oberflächenvergrößerungsfaktor. Dieser Befund könnte die Hypothese stützen, innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises könne bei abnehmender Körpergröße durch Vergrößerung der relativen Mucosafläche die Leistungsfähigkeit des Darms erhöht und dadurch das gesteigerte relative Energiebedürfnis gesichert werden.

Danksagung

Ohne Hilfe und Unterstützung wäre die Durchführung dieser Arbeit nicht möglich gewesen. Die Moschusspitzmäuse verdanke ich der Freundlichkeit von Prof. G. L. Dryden, Slippery Rock State College, der mir sechs Tiere aus seiner langjährigen Zuchtkolonie schickte. Herr Prof. P. Vogel, Lausanne, stellte mir vier lebende und drei fixierte Etruskerspitzmäuse aus seiner Zucht zur Verfügung. Beiden danke ich sehr herzlich für diese Hilfe. Herr Professor Dr. J. Niethammer regte die Untersuchung des Themas an; ich danke ihm für seine stete Unterstützung und vor allem für seine Ermutigung im Verlauf der Arbeit. Mein Dank gilt auch dem Rat und der Anteilnahme von Dr. R. Hutterer vom Museum Alexander Koenig, Bonn.

Zusammenfassung

1. An vier Arten von Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Soricidae, Crocidurinae) (*Crocidura russula*, *C. suaveolens*, *Suncus murinus*, *S. etruscus*) mit Körpermassen von 2—46 Gramm wurden morphologische Parameter des Verdauungstrakts untersucht: Darmlänge, -durchmesser und -wanddicke, Form und Maße der Darmzotten. Bestimmt wurden Darmvolumen, Nettodarmvolumen, Serosa- und Mucosafläche, wobei zur Berechnung von Oberfläche und Volumen der Zotten das Modell eines Rotationsparaboloids zugrundegelegt wurde. Reproduzierbare Präparationsmethoden zur Darmlängenmessung und Techniken der Oberflächenbestimmung der Darmmucosa wurden erprobt und diskutiert.

2. Die Darmlänge beträgt bei den *Suncus*-Arten ungefähr das doppelte, bei den *Crocidura*-Arten etwa das zweieinhalbfache der Körperlänge. Das Verhältnis Darmlänge : Körpermasse nimmt bei steigender Körpergröße ab. Der Faktor der Oberflächenvergrößerung der Darmmucosa gegenüber der Serosafläche ist bei *Suncus etruscus* höher als bei den anderen Arten, für die sich keine Beziehung dieses Faktors zur Körpermasse feststellen läßt. Darmlänge, -durchmesser und -wanddicke, Serosa- und Mucosafläche, Darmvolumen und Darmnettovolumen sind mit der Körpermasse korreliert. Für Längen-, Flächen- und Volumenmaße berechnete Regressionen zeigen, daß die Darmvolumina der Umsatzrate proportional sind.

Literatur

Balakrishnan, M. (1977): Feeding behaviour, food motivation and food utilization of the Indian Musk Shrew, *Suncus murinus viridescens* (Blyth). — In: S. Subrahmanyam (Ed.): Neurohumoral Correlates of Behaviour, Thomson Press, Faridabad, 175—185.

Balakrishnan, M., K. M. Alexander & G. N. A. Nair (1972): A report on the physiology of the musk shrew, *Suncus murinus viridescens*. — Proc. XVII Ann. Conf. Ass. Phys. Pharmacol. India (Trivandrum), p. 65.

Balakrishnan, M., G. N. A. Nair & K. M. Alexander (1974): A study on some aspects of the physiology of the Indian musk shrew, *Suncus murinus viridescens* (Blyth). — J. Anim. Morphol. Physiol. 21: 98—106.

Barry, R. E., Jr. (1976): Mucosal surface area and villous morphology of the small intestine of small mammals: functional interpretations. — J. Mammal. 57: 273—290.

Boyne, R., B. F. Fell & I. Robb (1966): The surface area of the intestinal mucosa in lactating rat. — J. Physiol. 183: 570—575.

Buckner, C. H. (1964): Metabolism, food capacity, and feeding behaviour in four species of shrews. — Canadian J. Zool. 42: 259—279.

Clarke, R. M. (1970): Mucosal architecture and epithelial cell production rate in the small intestine of the albino rat. — J. Anat. 107: 519—529.

Cuvier, G. (1805): Leçons d'Anatomie Comparée. — Crochard, Paris.

Dryden, G. L., M. Gebczynski & E. L. Douglas (1974): Oxygen consumption by nursling and adult musk shrews. — Acta Theriol. 19: 453—461.

Dryden, G. L. & R. R. Anderson (1978): Milk composition and its relation to growth rate in the musk shrew, *Suncus murinus*. — Comp. Biochem. Physiol. 60A: 213—216.

Eisentraut, M. (1957): Der Wärmehaushalt der Tiere. — Universitas 12, 281—287.

Fisher, R. B. & D. S. Parsons (1950): The gradient of mucosal surface area in the small intestine of the rat. — J. Anat. 84: 272—282.

Fons, R. & R. Sicart (1976): Contribution à la connaissance du métabolisme énergique chez deux Crocidurinae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Crocidura russula* (Hermann, 1780) (Insectivora, Soricidae). — Mammalia 40: 299—311.

Frey, H. & P. Vogel (1979): Etude de la torpeur chez *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Soricidae, Insectivora) en captivité. — Rev. suisse Zool. 86: 23—26.

Gebczynska, Z. & M. Gebczynski (1971): Length and weight of the alimentary tract of the root vole. — Acta Theriol. 61: 359—369.

Geraets, A. (1972): Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei *Suncus etruscus*. — Bonn. zool. Beitr. 23, 181—196.

Geraets, A. (1980): Untersuchungen über Bau und Leistung des Verdauungstrakts von Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Soricidae, Crocidurinae) unterschiedlicher Körpergröße. — Inaug.-Diss. Univ. Bonn.

Geraets, A. (1982): Magendrüsenlänge und -dichte bei *Crocidura russula* und *Suncus etruscus* (Mammalia: Soricidae). — Z. Säugetierk. 47: 113—115.

Harder, W. (1951): Studien am Darm von Wild- und Haustieren. — Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. 116: 27—51.

Hawkins, A. E., P. A. Jewell & G. Tomlinson (1960): The metabolism of some British shrews. — Proc. Zool. Soc. Lond. 135: 99—103.

Hawkins, A. E. & P. A. Jewell (1962): Food consumption and energy requirements of captive British shrews and the mole. — Proc. Zool. Soc. Lond. 138: 137—155.

Heidenhain, R. (1888): Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarm-Schleimhaut. — Pflügers Arch. f. d. Ges. Physiol. 43 (Suppl.): 1—103.

Hladik, C. M. (1967): Surface relative du tractus digestif de quelques Primates. Morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire. — Mammalia 31: 120—147.

Hunkeler, C. & P. Hunkeler (1970): Besoins énergétiques de quelques Crocidures (Insectivores) de Côte d'Ivoire. — La Terre et la Vie 24: 449—456.

Jakobshagen, E. (1937): Mittel- und Enddarm. Rumpfdarm. — In: Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch (Hrsg.): Hdb. d. vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. III, Berlin u. Wien.

Krause, W. (1879): Specielle und macroscopische Anatomie in C. F. D. Krause's Handbuch der menschlichen Anatomie. — Bd. 2/3: 439—475.

Krogh, A. (1959): The Anatomie and Physiology of the Capillaries. — New York.

Magnan, A. (1912): La surface de l'intestin chez les Mammifères. — C. R. Acad. Sci. 154: 301—302.

Mall, J. P. (1887): Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. — Abh. d. math.-phys. Classe d. Königl. Sächsischen Ges. d. Wiss. 14: 153—189.

Mangold, E. (1951): Darmlänge, Durchgangszeit und Durchgangsgeschwindigkeit. — Sitz. Ber. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. med. Wiss. 1950—1951.

Myrcha, A. (1964): Variations in the length and weight of the alimentary tract of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). — Acta Theriol. 9: 139—148.

Nagel, A. (1977): Torpor in the European white-toothed shrews. — Experientia 33: 1455—1456.

Patzelt, V. (1936): Der Darm. — In: Möllendorf, W. v. (Hrsg.): Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. V/3: 1—448. Berlin.

Permezel, N. C. & D. D. A. Webling (1971): The length and mucosal surface area of the small and large gut in young rats. — J. Anat. 108: 295—296.

Pernetta, J. (1976): Bioenergetics of British shrews in grassland. — Acta Theoriol. 21: 481—497.

Sass, G. (1939): Über die Bedeutung der Zottengröße in den Maßverhältnissen des Dünndarms. — Anat. Anz. 46, Erg. H.: 410—415.

Schultz, W. (1965): Studien über den Magen-Darm-Kanal der Chiropteren. Ein Beitrag zum Problem der Homologisierung von Abschnitten des Säugetierdarms. — Z. Wiss. Zool. 171: 239—391.

Verzar, F. & E. J. McDougall (1936): Absorption from the intestine. — Longmans, Green & Co., London.

Vogel, P. (1976): Energy consumption of European and African shrews. — Acta Theriol. 21: 195—206.

Warren, R. (1939): Serosal and mucosal dimensions at different levels of the dog's small intestine. — Anat. Rec. 75: 427—437.

Weibel, E. R., P. H. Burri & H. Claassen (1971): The gas exchange apparatus of the smallest mammal: *Suncus etruscus*. — Experientia 27: 724.

Wood, H. O. (1944): The surface area of the intestinal mucosa in the rat and in the cat. — J. Anat. 78: 103—105.

Dr. Adelheid Langenbeck, Via Arcivescovado 12A, I-07100 Sassari, Italia.

Zeitschrift/Journal: Bonn zoological Bulletin - früher Bonner Zoologische Beiträge.

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: 46

Autor(en)/Author(s): Langenbeck Adelheid

Artikel/Article: Fassungsvermögen und innere Oberfläche des Darms von Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Crocidurinae) unterschiedlicher Körpergröße 287-305